

Beobachtungen und Versuche zur Atmung von *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (Müll.). 1. Morphologie

(Acari, Hydrachnidia, Arrenuroidea)

Von Egon Popp

Popp, E. (1991): Observations and tests concerning the respiration of *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (Müll.) 1. Morphologie (Acari, Hydrachnidia, Arrenuroidea) – Spixiana 14/3: 249–257.

The heavy cuticularized pondmite *Arrenurus globator* procures essential oxygen by a system of thin-covered, cuplike pores nearly all over the tegument. A lenslike space within the cup is the top of a tracheal connection to the demanding tissue. In order to change exhausted water around it, the resting mite wipes with the fourth legs tight to the flanks from front to back. Tracheal shunts interconnect a few pores. Subsequent part 2 of investigations deals with oxygen consumption under different laboratory conditions and reactions when the pores are sealed artificially.

Dr. Egon Popp, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, W-8000 München 60, Germany

Einleitung

Bei Milben, wie bei allen Lebewesen, ist die Photonen-Energie (Nahrung) als chemische Energie (Nährstoff) in Zellen gebunden und kann auf das niedrigere Energieniveau des Wassermoleküls geführt werden. Das Energiegefälle dieses Elektronenflusses läßt sich für die Synthese von ATP einsetzen. Sauerstoff ist der terminale Elektronenakzeptor in dieser „Atmungskette“, die 218 kJ. mol⁻¹ liefert. Er ist für Wassertiere 20mal knapper als für Luftatmer (208 ml O₂/10 ml O₂. l⁻¹ Luft/Wasser). Sind jene Tracheaten, die den Sauerstoff nur gasförmig in einem Röhrensystem transportieren können und die Stigmen auch noch vor Wassereintrich verschließen müssen, ist eine Vergrößerung der Gasaustauschfläche z. B. als Tracheenkieme oder als Plastron notwendig. Nur letzteres ist mir bei den Milben von *Phaulodinychus mitis* (Leonardi), dessen 1/2 µm breite Peritrema-Spalten von Mikropapillen (4 Mio./mm²) verschlossen werden (Krantz, 1974), von *Platyseius italicus* (Berlese) (Hinton, 1967, 1971) und von *Hydrozetes lacustris* (Michael) (wird mitgeteilt) bekannt.

Das prostigmatische Tracheensystem innerhalb der Trombidiformes, welches an der Innenseite der Chelicerenbasen als (bei Luftatmern) offene Kammer beginnt, ist auch bei vielen Wassermilben als (geschlossene) Kapsel zu sehen, von wo Tracheenbündel in den Körper ausstrahlen. Vitzthum (1943) hält diese Einrichtung zur Sauerstoffversorgung für unzureichend. Für die an Insekten luftlebenden Larven der Wassermilben sind Prostigmen ausreichend, für die im Wasser lebenden, emsigen Stadien muß man nach weiteren gasaustauschenden Oberflächen suchen. Solche gibt es, von GRANDJEAN (1934) entdeckt, bei zeitweilig submersen Arten der Oribatidengattung *Poroliodes* als Porositäten in Hauteinfaltungen („Platytrachée préanale), als Sacculus-Invaginationen („Brachytrachée) an den Trochanteren, als Große Tracheen in den Apodemalfalten von Acetabulum I („Trachée 1“) und als pseu-

dostigmatale Tracheen. Bei Wassermilben wird allgemein auf zusätzliche Hautatmung hingewiesen, und auch bei *Stygotbrombium*, welches zwar mit den cheliceralen Luftkapseln ausgerüstet ist, wird der Sauerstoffbedarf noch durch ein Geflecht von terminal kolbig verdickten Tracheen unter der Haut ergänzt (wird mitgeteilt). Diese madenartig bewegliche Gattung hat keine Probleme, den Gastransport in den Tracheen durch rhythmische Kompression und Expansion des Körpers zu beschleunigen. Aber rundum gepanzerte Wassermilben können weder durch die Haut atmen noch Atembewegungen machen. *Arrenurus globator* ist ein solcher Fall.

Methodik

Ein nierenförmiger, 150 m² großer und maximal 80 cm tiefer Schmuckteich mit Plastikfoliengrund auf dem Gelände der Zoologischen Staatssammlung München ist neben anderen Wassermilbenarten von maximal (Juli) 3,2 Weibchen I von *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *g. globator* (Müller 1776) besetzt. Der „Biotop“ lieferte von April bis November hinreichend Versuchstiere. Seine limnologischen Daten sind:

Wassertemperatur: 2°C unter 27 cm dicker, geschlossener Eisdecke (Februar 1991) bis 38°C (September 1988)
pH-Wert: 9,2–7,2, sukzessiv abnehmend (Torfdüngung!).

Leitfähigkeit: 137–285 (zwischen Algen) µS, im Winter 330 µS.

Sauerstoffgehalt: 9–28 O₂ ppm Wasser (max. Sättigung 98%); unter Eis minimal 3,3 ppm (25% Sättigung).

Gesamthärte: 1,5 mmol/l = 8,3° dH.

Karbonathärte (SBV, ABC): 3 mmol/l.

NH₄⁺: <0,1 ppm (unter Eis 0,2 ppm).

NO₃⁻, NO₂⁻, PO₄⁻: nicht nachweisbar.

NO₃⁻, NO₂⁻, PO₄³⁻: nicht nachweisbar.

Die Mikrofotos von in vivo-Präparaten und histologischen Schnitten entstanden auf LEITZ Diaplan. Die REM-Aufnahmen stammen von ISI-SX-40, nachdem die lebenden Milben in destilliertem Wasser eingefroren und über Eissublimation im CHRIST Alpha I-6 gefriergetrocknet waren. In BOUIN (ohne Essigsäure) fixierte und mit verschiedenen Vitalfarbstoffen gefärbte Milben wurden über Chloroform in Paraffin orientiert eingebettet, mit SARTORIUS-Mikrotom 31–30 5 µm dick seriengeschritten, mit Eisenhämatoxylin nach Weigert und Pikroindigokarmin im Schnitt gefärbt und in Entellan^R (Diagnostica Merck) eingebettet.

Weitere Untersuchungsverfahren sind im Bericht beschrieben.

Abb. 1. *Arrenurus globator* ♀ (davon alle weiteren Abbildungen). Histologischer Zentrifugalschnitt durch die Epimeralplatte II (E) mit Coxalmuskeln (M) und deren Ansatzstellen am Hypostracum (H). Schwarzer Balken bei allen Abbildungen = 10 µm

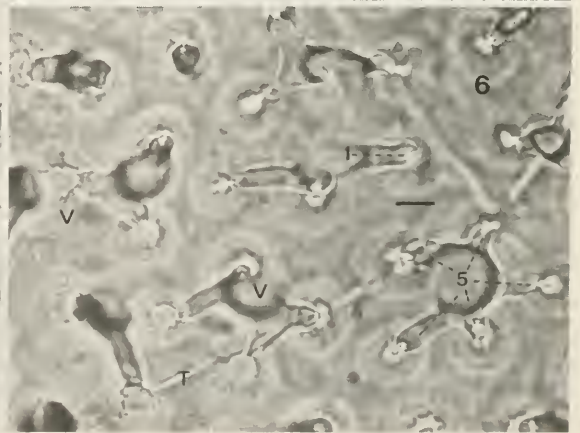
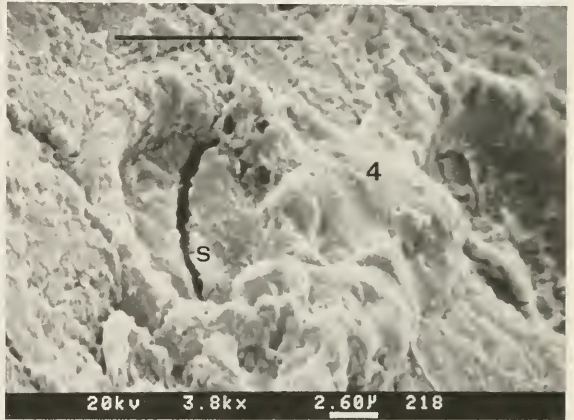
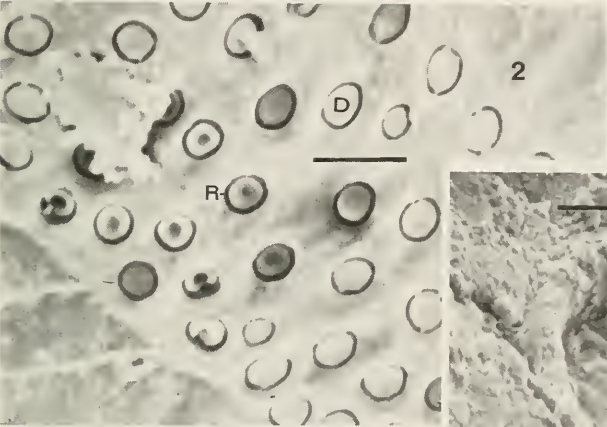
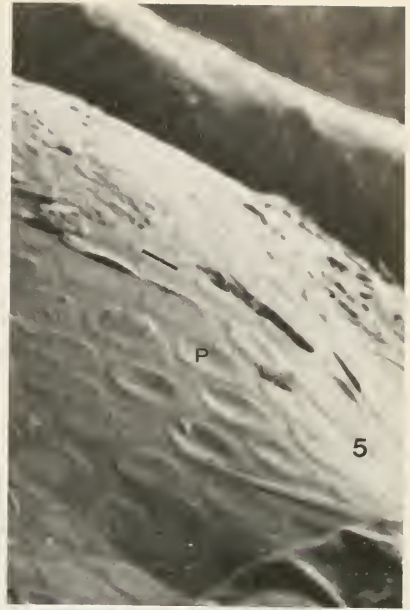
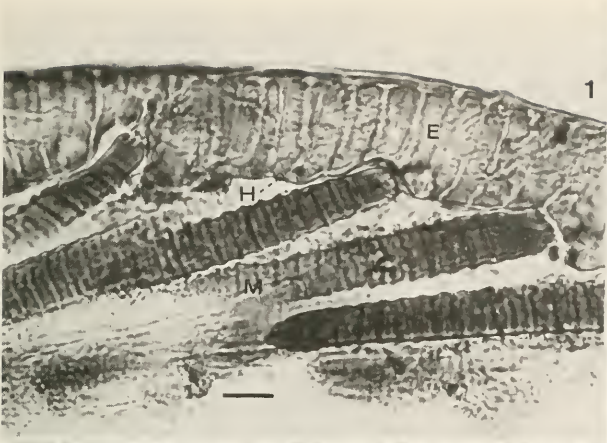
Abb. 2. REM-Oberflächenaufnahme der konvexen Genitalplatte (helle Umrandungslinie) mit Porenringen (R) und dünnwandigen Deckeln (D). Vgl. mit D in Abb. 3

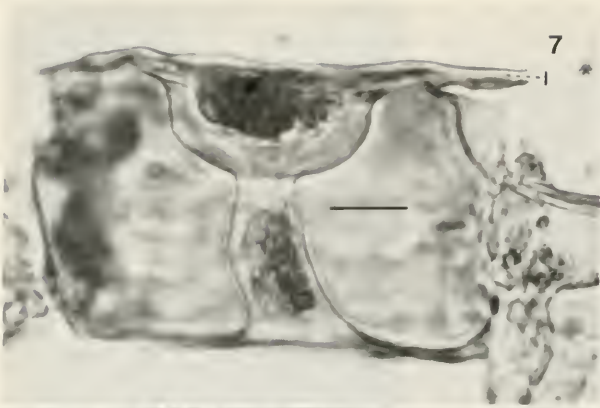
Abb. 3. Histologischer Zentrifugalschnitt in der Zone der Genitalplatte (darüber Femurquerschnitt von Bein III), darunter Reste von Kittdrüsen (K). Umrandeter Balken bei allen Abbildungen = 100 µm

Abb. 4. REM-Oberflächenaufnahme mit einzelner Atempore, deren Deckel durch Gefrier Trocknung gespalten ist (S). Die Krusten sind Rückstände des Teichwassers.

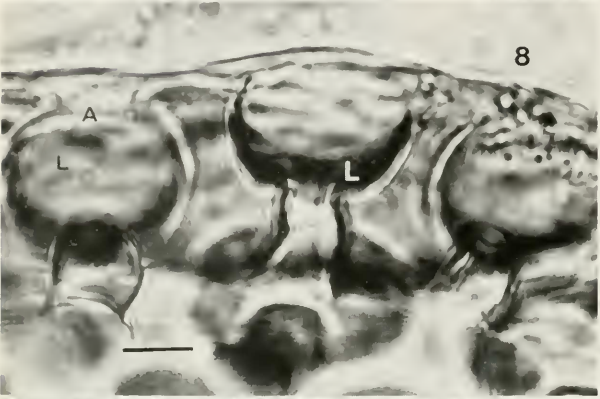
Abb. 5. REM-Aufnahme, die die goldbedampfte Außenfläche des Milbenkörpers mit den Atemporen (P) darstellt.

Abb. 6. Durchlichtbild des Hautpanzers nahe des Lateroglandulare 4. In der Schärfenebene liegen die hypodermalen Ausmündungen. Die Außenfläche mit den Deckelporen ist unscharf abgebildet. Von einer einzelnen Pore zweigen 1 (1) bis 5 (5) Seitenkanäle ab, die manchmal verbunden sind (V). Bei (T) besteht eine Tracheenverbindung (vgl. Abb. 10).

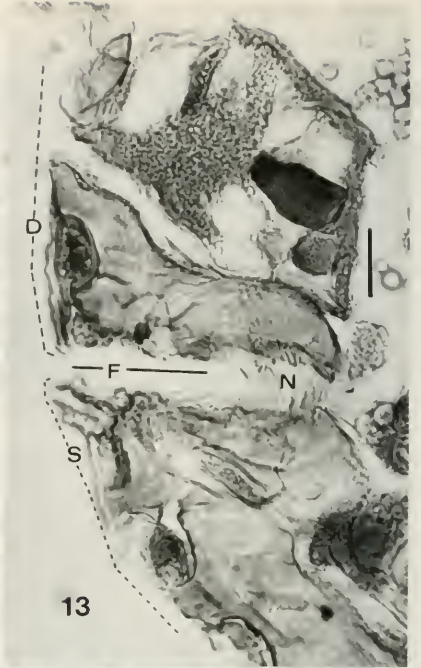




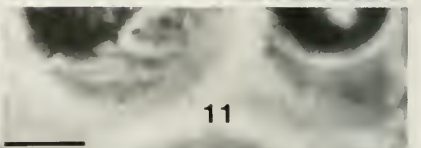
7



8



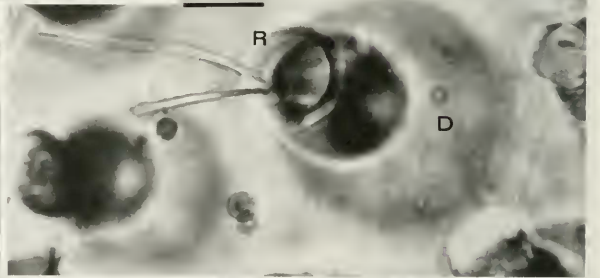
13



11

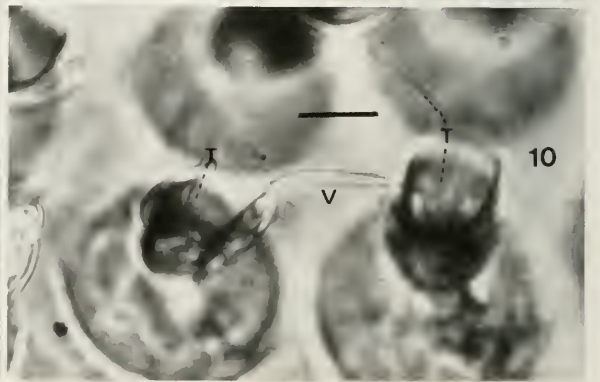


9



R

D



10

Morphologie des Integuments

Das Weibchen von *Arrenurus globator* hat die Form einer beidseitig abgeplatteten Kugel (Rotationseleipsoid) mit einem äquatorialen Durchmesser von $1049\ \mu\text{m}$ ($907\text{--}1058\ \mu\text{m}$) und einem polaren Durchmesser von $984\ \mu\text{m}$ ($841\text{--}1011\ \mu\text{m}$). Sein Volumen beträgt $0,6014\ \text{mm}^3$, sein spezifisches Gewicht 1,16, d. h. es sinkt ohne Schwimmbewegungen bis auf diese un reale Dichte des Wassers ab. Seine Körperoberfläche (ohne Gliedmaßen) beträgt $3,448\ \text{mm}^2$; es wiegt $0,705\ \text{mg}$ (Mittelwerte). Das Integument ist von 3 Sorten von Porenstrukturen durchsetzt:

1. von radiären, röhrenartigen, verschlossenen Chitinversteifungen im Bereich der Epimeralplatten (Abb. 1)
2. von radiären, spaltenartigen, offenen Kanälchenstrukturen bei den beiden Genitalplatten, die nicht der Atmung dienen. REM-Aufnahmen (Abb. 2) lassen an Haftnäpfe denken (was nach Lundblad 1930: 335 „grundfalsch“ ist) (Abb. 3).
3. von einem zentripetal verzweigten gleichförmigen System von 3900 Poren auf der Außenfläche, die bei einem durchschnittlichen Durchmesser von $19,2\ \mu\text{m}$ eine respiratorische Oberfläche von $1127100\ \mu\text{m}^2$ ($1,127\ \text{mm}^2$) ergeben, das ist ein Drittel der Körperoberfläche. Hinton (1971) gibt für den intertidalen, ähnlich großen *Platyseius italicus* (Berlese) eine „atmende“ Plastronoberfläche von $1,9\text{--}2,6 \times 10^5\ \mu\text{m}^2$; wurde wohl vergessen), also eine vergleichbare Dimension an.

Eine dieser Poren zeigt die REM-Aufnahme (Abb. 4). Der epidermale, verschließende Deckel hat einen bei der Gefriertrocknung entstandenen Riß, woran man die Dicke der Membran erkennen kann; im histologischen Schnitt ist sie $0,7\ \mu\text{m}$ dick (vgl. mit Abb. 71). Mit Interferenzkontrast (NPL Fluotar $100 \times$ ICT) betrachtet, scheint sie aus zwei dunkelkontrastierenden äußeren Lagen und einer transparenten Zwischenschicht nach Art einer Elementarmembran zu bestehen (Danielli-Modell: bimolekulare Lipidphase zwischen polaren Proteinschichten), durch die dank des Konzentrationsgefälles von Umgebungswasser nach Körperinnerem im passiven Transport der schwach polare, also stark lipophile Sauerstoff einfach permeieren kann.

Ein unversehrtes Feld von Poren zeigt das REM-Bild Abb. 5. Die Hohlräume der verdeckelten Atemporen verzweigen sich nach innen zu in bis zu 5 sternförmige Kanälchen, die ihrerseits mit solchen benachbarter Poren verbunden sind (Abb. 6). Diese Verzweigungen sieht man wegen der geringen Tiefenschärfe nicht in (radiären) Längsschnitten, dafür aber die konstante Form einer Poreinheit als abgedeckten Kelch mit erweiterter Cuppa. Nach ihrer Histologie färbt sich im Schaft, manchmal auch in der Cuppa scholliges Bindegewebe an (Abb. 7–13).

Abb. 7. Histologischer Zentrifugalschnitt durch die Kutikula nahe der Epimeren III laterad. Der zellige Inhalt der Kelchschale stammt aus dem Kelchschaft bzw. der Hypodermis und hat die Luftlinse durchbrochen. Das rosa gefärbte Epiotrakum (I) hat sich am anschließenden, nach innen abgedrückten Kelch losgelöst. Die Kutikularsubstanz erscheint gelbgrün. Hämatoxylin-Eosin-Pikroindigokarmin-Färbung.

Abb. 8. In-vivo-Zustand der Kutikula vom Körperrand am abgetrennten Rückendeckel. Die Kelche ragen 30° ventrad. Der mittlere Kelch hat seine Schärfenebene im Bereich der cuppalen Luftlinse (L). Der linke Kelch liegt objektivnäher; die Luftlinse mit dorsalem Rand (A) sieht man von unten. Beim rechten Kelch ist hypodermale Gewebe bis zum Deckel eingeströmt.

Abb. 9. Ähnlich Abb. 8. Mit Kelchzelle, in deren Cuppa eine Trachee mit keuliger Aufblasung (B) endet.

Abb. 10. In-vivo-Zustand der Innenseite des Rückendeckels mit trachealer Verbindung zweier Kelchsäfte (V), aus denen jeweils eine weitere Trachee entspringt (T).

Abb. 11. Ähnlich Abb. 10. Große graue Kreisfläche: Porendeckel (D). Exzentrisch darin liegende dunkle kleine Kreisfläche: Luftlinse (L), an die bis zum optisch scharfen Unterrand (R) der Kelchschaft ansetzt. Die beiden (abgerissenen) Tracheen ziehen durch den Kelchschaft bis zur Luftlinse. Das hypodermale Gewebe ist zellarm, mucös und optisch strukturlos.

Abb. 13. Histologischer Senkrechtschnitt durch die Fuge des Rückendeckels. Körperschale (S) und Deckel (D) sind schräg nach außen öffnend mit gelbfärbenden Sehnenbändern (N) elastisch verbunden.

Vom Körperinnern her verläuft auffallend geradlinig eine maßhaltig $1\ \mu\text{m}$ dicke Trachee in den Schaft des Kelches und mündet, keulig verdickt und offen in eine konvex-konkave Luftlinse am Grunde der Cuppa (Abb. 8, 9). Diese Luftlinse scheint ihre Größe zu verändern; eine Membrangebrenzung ist nicht zu sehen. Etwa ein Drittel der Poreneinheiten sind – unerklärlicherweise – mit benachbarten durch ein kurzes Tracheenstück verbunden (Abb. 10), und es gibt Poreneinheiten, aus denen bis zu 3 Tracheen entspringen (Abb. 11). Manche Trachee vereinigt sich auf ihrem Weg in den Körper spitzwinklig mit einer anderen. Die Tracheen sind streckenweise unsichtbar, weil mit Lymphe statt mit Luft gefüllt; das kann auch ein Schaden durch die Sektion sein. Der zentrifugale Endteil der Trachee, der in die Luftlinse mündet, ist immer luftgefüllt. Die Tracheen waren nur bei histologisch unbehandelten, frischen Milben in Wassereinbettung zu sehen. Solche Milben verpilzen bei Zimmertemperatur nach 2 Tagen: die Hyphen wachsen koronaartig aus den Atemporen als den dünnsten Stellen des sonst $30\ \mu\text{m}$ dicken Kutikulapanzers.

Ventilationsverhalten

Für die gleiche Menge Sauerstoff muß ein Wassertier 20 l Wasser, ein Luftatmer nur 1 l Luft über seine respiratorische Einrichtung bewegen. *Arrenurus globator*, dessen Atemmedium stehendes Wasser ist, schwimmt der Sauerstoffzehrung rund um seinen Körper ständig davon; lebenswichtige Erholungs-, Freß- und Fortpflanzungsstops bringen aber in sauerstoffarmen Gewässerregionen in „Atemnot“. Vorbeugend bewegt die Milbe dann ihr 4. Beinpaar, eng an den Körper angelegt, über den Mundgliedmaßen beginnend, über die Flanken und den Rücken bis weit in den ventralen hinteren Bereich. Dabei bürsten die zahlreichen Borstenreihen $\frac{3}{4}$ der Körperoberfläche regelrecht ab (Abb. 12). Das geschieht 3mal/Sekunde. Diese Ventilationsbewegung läuft an, sobald das (völlig saubere) Aufenthaltswasser eine Sauerstoffsättigung von 68 % (bei 5°C) bis 74 % (bei 25°C) unterschreitet. Die Wischfrequenz ändert sich nicht.

Atembewegung

Zwar läuft die Diffusion bei gleichem Partialdruckgefälle in Gasen bis zu 5000mal rascher ab als in Flüssigkeiten, trotzdem ist der direkte Sauerstoff(Kohlendioxid)transport innerhalb von Tracheen mittels Diffusion zu langsam, um stoffwechselaktive Organe bzw. ganze Tiere von mehr als 1 mm \varnothing ausreichend zu ver(ent)sorgen. *Arrenurus globator* liegt an dieser Grenze!

Der starr gepanzerte Körper erlaubt keine rhythmische Kompression und Expansion; es sind dafür auch keine (segmentalen) Muskeln vorhanden. Eine pendelnde Hämolympfbewegung durch Herzschlagumkehr wie bei manchen Insekten ist bei Milben nicht nachgewiesen und wegen der kugeligen Körperform auch wenig strömungsgünstig.

Das Weibchen von *Arrenurus globator* hat ein ovales Rückenschild mit 14 % der Gesamtfläche, das wie ein eingeschliffener Glasdeckel dorsal in der Körperschale sitzt und mit dieser sehnig verbunden ist (Abb. 12, 13). Es ist ebenfalls von (durchschnittlich 650) Atemporen durchsetzt, deren Tracheen die nächst gelegenen Eierstöcke und ihre Produkte versorgen. Wenn dieser Deckel in seiner Fassung beweglich ist bzw. bewegt wird, wäre als Zweck eine Atembewegung anzunehmen, die das Tracheensystem als Bindegewebs skelett des Körperinneren verwindet, staucht und zerrt und so den Gastransport beschleunigt.

Um eine Deckelbewegung zu erkennen, habe ich die Milbe vorne und hinten in eine Drahtöse geklemmt und frei im Wasser postiert. Um sich zu befreien, rudert sie angestrengt mit den Beinen, fächelt aber nicht, wohl weil sie ihre Lage nicht als Rast empfindet. Unter der Stereolupe scheint der Deckel fixiert. Suspendiert man aber Aluminiumpulver ins Wasser, so kann man deutlich ein radiäres

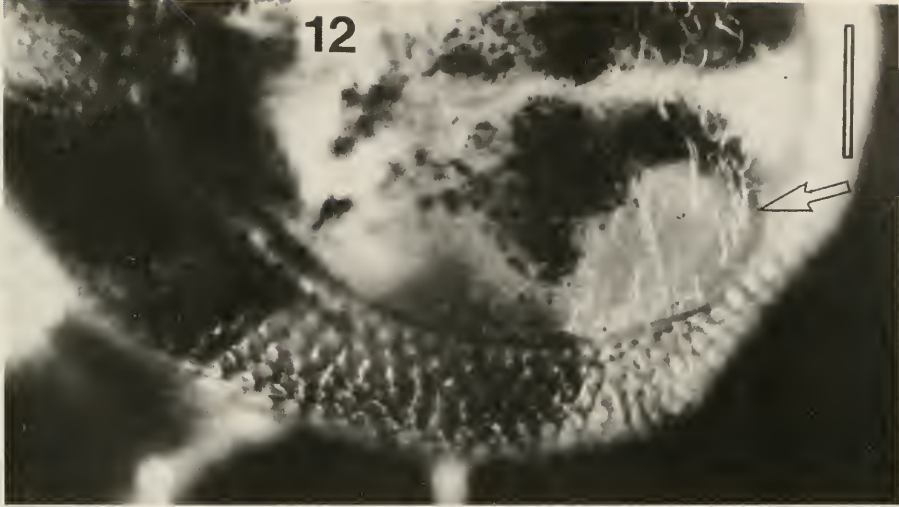


Abb. 12. Dorsale Hinterseite eines Milbenweibchens mit abgehobenem Rückendeckel. Darunter schimmern einige der von der Haut ausgehenden und ins Körperinnere ziehende (luftgefüllte) Tracheen.

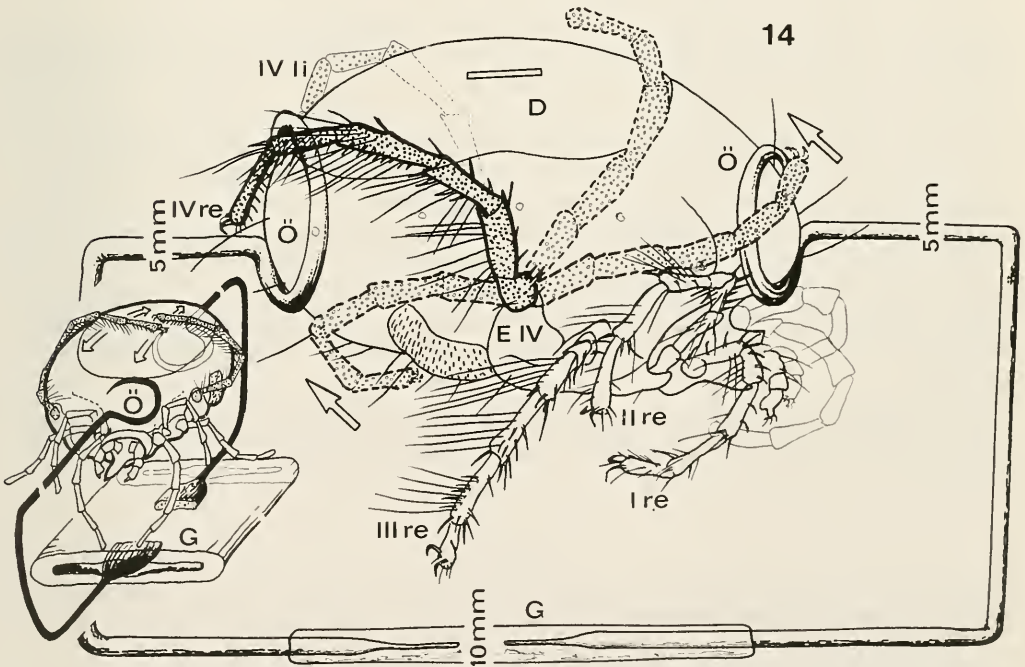


Abb. 14. Versuchsmilbe im „Bewegungskäfig“. Die einzelnen Phasen des Wischens mit den IV. Beinen, die mit ihren Coxen weit dorsad an den Epimeren (E IV) ansetzen und dadurch den ganzen Rücken erreichen. Die beiden Minutiendrähte sind am einen Ende zu Halteösen (Ö) gebogen, am anderen Ende flach gehämmert und in ein platt gedrücktes Glasröhrchen (G) eingeschmolzen.

Vor- und Zurückweichen der Metallschüppchen beobachten, wenn der Milbenrücken unmittelbar unter der Wasseroberfläche liegt und das Punktlicht möglichst schräg einfällt. Mißt man die Strecke, die ein markiertes Teilchen (aus Messingbronze) zurücklegt, kann man – in größter Vereinfachung – das Reflexionsgesetz annehmen und aus einem rechtwinkligem Dreieck mit der Strecke des Teilchens : a, parallel projiziert auf den schrägen Schild : c (Hypothenuse) die Kathete b annähernd errechnen, die der Hebung des Rückenschildes entspricht. Diese liegt bei $20\ \mu\text{m}$ und findet rund 4mal in der Sekunde statt.

Diese Frequenz ist synchron zur Beinbewegung der eingeklemmten Milbe, und ich vermute, die starken Coxalmuskeln, die an den Epimerenplatten ansetzen (Abb. 1), spannen bei ihrer (metachronen) Kontraktion auch die Körperschale kreisrund zusammen, wodurch sich der Schalenrand verengt und der Rückendeckel hebt. Ohne dessen umlaufende Schenelfuge (Abb. 13) („Rückenbogenfurch“ bei Lundblad) ließe sich der gepanzerte Kugelkörper aber nicht nennenswert verformen.

Diskussion

Schon Thor (1903), der hervorragende histologische Schnitte von Wassermilben, auch von *Arrenurus pustulator* abbildete, erwähnt mit den Hautporen auch Autoren vor ihm, die ihnen eine Rolle bei der Ausscheidung von Kohlendioxid zusprechen, während seine Kollegen das verneinen – „je n’ose me prononcer entre eux!“ Lundblad (1930) hat die („bekannt“) Poren der Haut bei *Arrenurus* ohne Funktionsangaben beschrieben, sich aber dann auf die Hautdrüsen und deren artspezifischen Ausmündungen bezogen. Die Poren der Napfplatten, „die nur wenig von den gewöhnlichen Panzerporen abweichen“, betrachtet er als Sinnesorgane („Genitalsinneskörperchen“ bei Thon 1900).

Gepanzerte Wassermilben, die in stehenden Gewässern leben, haben ein von Poren durchsetztes Integument. Auch in Fließgewässern kann eine Art einen strömungslosen Monotop haben, was die vorhandenen Poren erklärt (z. B. bei *Teratothyasides* sps. mit 4–6eckigen Porenplatten, bei *Koenikea melini* und *brasiliensis* Lundblad 1930, Tafel 2), wenn man sie als Atmungsorgane ansieht. Aber Hirschmann (1988: 8, 9) bildet bei *Trichouropoda elegans* (Kramer, 1882) auf dem Dorsalbereich der Deutonymph und auf dem Dorsale der Adulten „Strukturgruben“ ab, von denen 3–5 Röhren zur nächstliegenden Grube ziehen, allerdings durch eine Chitinbrücke voneinander getrennt. „Die Chitinplatte wird dadurch leichter, gleichzeitig aber durch innere Höhlungen (Röhren) versteift.“ Diese Uropodide lebt in – trockenem Fichtenmulm! Die (luftatmende) *Eurypelma californicum* Ausserer hat in ihren Büchlerlungen eine respiratorische Oberfläche von $330\text{--}430\ \text{mm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ Körpergewicht (Reisinger 1990). Die 4 Lungen dieser Tarantel haben keinen Tracheenanschluß, sondern Hämolympfhkontakt (Gas \rightarrow flüssig). *Arrenurus* (flüssig \rightarrow Gas) benötigt die 4,24fache respiratorische Oberfläche.

Im 2. Teil der Untersuchung habe ich Weibchen von *Arrenurus globator* Bedingungen ausgesetzt, die beweisen, daß sie ohne die Atmung mit Hautporen nicht leben können.

Literatur

- Grandjean, F. 1934. Les organes respiratoires secondaires des Oribates. – Ann. Soc. Ent. France **103**: 109–146
- Hinton, H. E. 1967. Convergent evolution of respiratory structures in insects and mites. – Proc. Roy. Ent. Soc. London (C), **32**: 13
- 1971. Plastron respiration in the mite *Platyseius italicus*. – J. Insect Physiol. **17**: 1185–1199
- Hirschmann, W. & J. Wisniewski 1988. Weltweite Revision der Gattung *Trichouropoda* Berlese 1916. Teil III – Acarologie, Schr.-reihe vgl. Milbenkde., Folge **35**. Hirschmann-Verlag Nürnberg
- Krantz, G. W. 1974. *Phaulodmychus mitis* (Leonardi 1899) (Acari: Uropodidae) an intertidal mite exhibiting plastron respiration. – Acarologia **XVI**, 1: 11–20

- Lundblad, O. 1930a. Südamerikanische Hydracarinae. — Zool. Bidr. Uppsala, 13: 1–86
- 1930b. Über die Anatomie von *Arrhenurus mediorotundatus* und die Hautdrüsen der *Arrhenurus*-Arten. — Z. Morph. Ökol. Tiere, A; 17, 1./2.: 302–338
- Reisinger, W. M., P. Focke & B. Linzen 1990. Lung morphology of the tarantula *Eurypelma californicum* Ausserer, 1871 (Araneae: Theraphosidae) — Bull. Br. arachnol. Soc. 8 (6): 165–170
- Thon, K. 1900. Über die Kopulationsorgane der Hydrachnidengattung *Arrhenurus* Dugès — Verh. dtsh. zool. Ges.
- Thor, S. 1903. Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ch. III, C. Respiration chez les Acariens d'eau douce. — Ann. Sc. Nat., Zool. 8^e série, tome XIX: 45–52
- Vitzthum, H. Graf 1943. Acarina. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5, IV, 5 — Akad. Verlagsges. Leipzig